УДК 595.422 : 541.43+591.461.1

И. А. Акимов, И. С. Старовир

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI* — ПАРАЗИТА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Пищеварительная система клеща *Varroa jacobsoni,* вызывающего опасное заболевание пчел — варроатоз, изучена недостаточно. Известны работы по строению его ротового аппарата (Садов, 1978), общей морфологии кишечника (Ланге, Нацкий, Таций, 1976) и патологическим изменениям в нем в ответ на применение акарицида — варроатина (Смирнова и др., 1978). Гистология различных отделов кишечника специально не изучалась. Вместе с тем сведения о биологических особенностях клеща *Varroa* важны для обоснования рациональных мер борьбы с этим паразитом пчел. Кроме того, *Varroa jacobsoni* представляет интерес и как пример специализации клеща к паразитированию как на личинках, так и на имаго общественных насекомых.

Целью наших исследований было изучение морфологии пищеварительной системы и прежде всего морфо-функциональных изменений кишечного эпителия в различных отделах кишечника у голодных и сытых самок *Varroa jacobsoni.*

Материал и методика. Для работы использованы клещи, собранные с пчел на пасеке Института зоологии АН УССР. Голодных и сытых самок фиксировали в фиксаторах Буэна, Шабадаша, Бэкера и Карнуа, обезвоживали спиртами, проводили через метил-бензоат и заливали в парафин. Срезы (толщиной 5—6 мкм) окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, белки окрашивали бромфеноловым синим с сулемой (БФС) и бромфеноловым синим на абсолютном ацетоне с уксусной кислотой; липиды — суданом черным В по Мак-Манусу, суданом черным В в абсолютном ацетоне по Беренбауму; углеводы — шифф-иодной кислотой (ШИК) по методу Шабадаша и Мак-Манусу и альциановым синим по Стидмену (Роскин, Левенсон, 1957; Кононский, 1976).

Результаты исследования. Графическая реконструкция (рис. 1) пищеварительной системы по серийным срезам и изучение тотальных препаратов живых, а также вскрытых клещей позволяет достаточно полно представить общую форму и топографию кишечника, который можно разделить на передний (глотка, пищевод), средний («желудок» с боковыми выростами-дивертикулами) и задний (тонкая кишка, ректальный пузырь, прямая кишка) отделы. С пищеварительной системой тесно связана выделительная система клеща, которая состоит из парных мальпигиевых сосудов, берущих начало от апикальной части ректального пузыря (рис. 1, *4*).

Начинается пищеварительная система вторичным ртом, от которого отходит предглотка. Она переходит в мускулистое образование — глотку, просвет которой на поперечном срезе имеет характерную для гамазид дельтовидную форму. К дорсальной и боковым хитинизированым стенкам глотки прикрепляются по шесть пар пучков мышц-дилататоров, берущих начало на вентральной поверхности эпистома и краях гнатококс. Семь пар пучков мышц-констрикторов начинаются на латеральных краях глотки и идут перпендикулярно медиальной оси по каждой из трех граней глотки. Сзади глотка сужается и переходит в пищевод. Последний пронизывает синганглий («мозг») и впадает в среднюю кишку. Внутренняя стенка пищевода выстлана плоскими эпителиальными клетками с четко выраженными границами. Цитоплазма их плотная, зернистая, с мелкими вакуолями, равномерно окрашена. Ядра с ядрышками вздутые, овальные, изредка округлые, небольшие, смещены к базальной мембране, интенсивно окрашены. Просвет пищевода отделен от клеток эпителия тонкой интимой, что характерно для эктодермальных по происхождению отделов кишечника, и заполнен слизью. Мышцы-констрикторы пищевода не обнаружены.

Средняя кишка представляет собой хорошо развитый орган с тремя парами слепых выростов-дивертикулов (небольших — передних и длинных, широких — задних), занимающих почти всю полость тела (рис. 1).

Форма и величина кишечника зависят от степени заполнения его пищей. Изменение формы средней кишки и ее выростов связано с растяжимостью их стенок. При сильном насыщении пищей растягиваются и выпячиваются передние дивертикулы (рис. 1). У голодных клещей стенки дивертикулов отличаются от стенок центрального отдела средней кишки

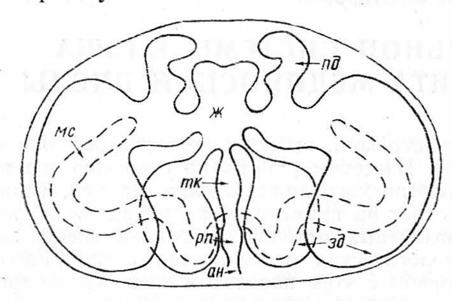


Рис. 1. Графическая реконструкция кишечника и мальпигиевых сосудов клеща *Varroa jacobsoni*:

ан — анус; *ж* — центральная часть средней кишки «желудок»; *зд* — задние дивертикулы; *мс* — мальпигиевы сосуды; *пд* — передние дивертикулы; *рп* — ректальный пузырь; *тк* — тонкая кишка.

характерной гофрированностью, которая исчезает при наполнении кишечника пищей. Гофрированность возникает потому, что наружные стенки кишечника оплетены сетью мышечных волокон. Их сокращение обеспечивает перистальтические движения кишечника и перемешивание содержимого.

Сравнение серий гистологических срезов позволило изучить морфологические изменения эпителиальных клеток у сытых и голодных клещей в различных участках кишечника. Эпителий кишечника лежит на базальной мембране и состоит из одного слоя морфологически сходных плоских, цилиндрических и колбовидных клеток. Функциональное состояние этих клеток в разных участках кишечника клещей различно. По морфо-функциональным свойствам клетки можно разделить на три типа: секреторные, пищеварительные и резервные (рис. 2).

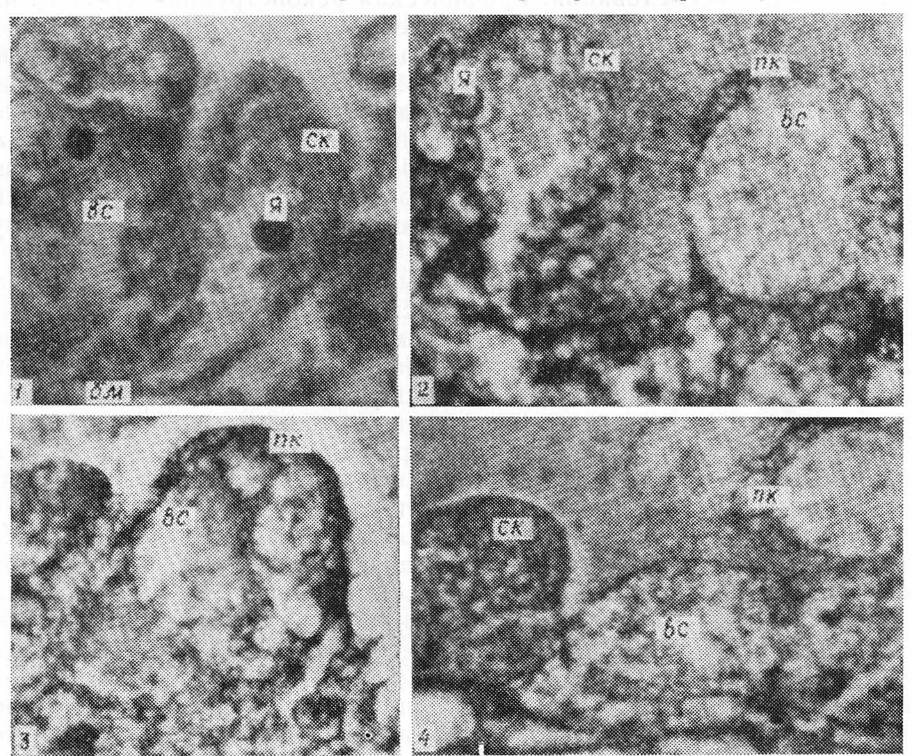


Рис. 2. Эпителиальные клетки средней кишки у голодных клещей *Varroa jacobsoni* (90×10):

бм — базальная мембрана; вс — вакуоли с секретом; пк — пищеварительные клетки; ск — секреторные клетки; я — ядра с ядрышками.

Секреторные клетки эпителия у голодных клещей в основном цилиндрической формы с четко выраженными границами. Цитоплазма их плотная, зернистая, с мелкими вакуолями, интенсивно окрашена в апикальных и центральных частях. Включения в вакуолях небольшие, окрашиваются в синий цвет БФС, а при действии ШИК дают характерную

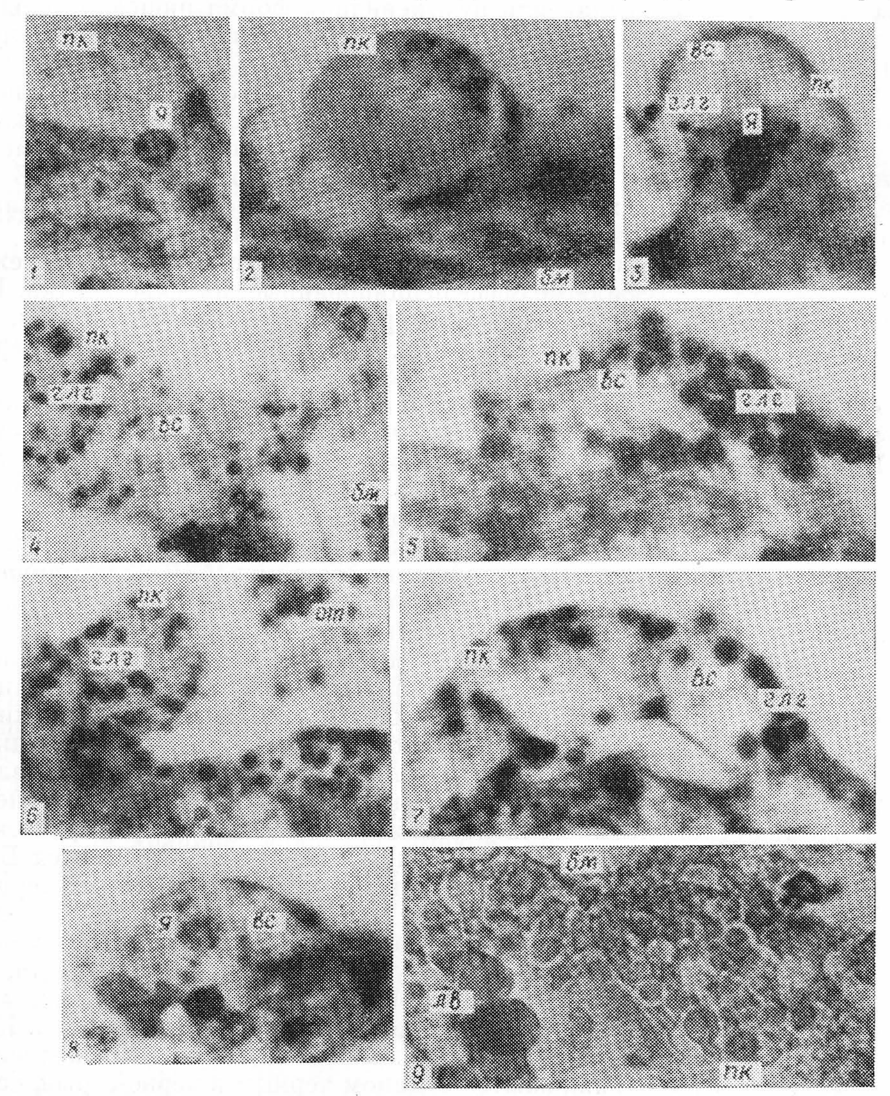


Рис. 3. Эпителиальные клетки средней кишки у сытых клещей *Varroa jacobsoni* (90×10):

глг — гранулы гликогена; лв — липидные включения; остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

окраску на мукополисахариды (зернистость остается и после обработки срезов диастазой). Ядра с ядрышками крупные, вздутые, изредка овальные, с глыбками хроматина, смещены в основном к апикальной части клетки или же расположены в центральной части ее, интенсивно окрашены (рис. 2, *1, 2, 4*). По сравнению с пищеварительными и резервными секреторные клетки у голодных клещей преобладают.

Пищеварительные эпителиальные клетки у голодных клещей расположены между секреторными и тоже имеют четко выраженные границы. По сравнению с секреторными эти клетки большие, вытянутые, вздутые, с выпуклыми или расширенными апикальными частями. Форма их в основном колбовидная, изредка цилиндрическая. Цитоплазма плотная,

зернистая, с крупными вакуолями (по сравнению с секреторными клетками), менее интенсивно окрашена в апикальных и центральных частях. Базальная же часть цитоплазмы пищеварительных клеток волокнистая и окрашена интенсивнее. Ядра с ядрышками большие, овальные, изредка округлые, вздутые, смещены в основном к базальной части клетки (рис. 2, *2, 3*). Колбовидная или пузыревидная форма пищеварительных клеток эпителия средней кишки определяется вздутыми апикальными и центральными частями клеток, цитоплазма которых заполнена крупными вакуолями с секретом. Пузыревидные части клеток на определенном этапе пищеварения отторгаются в просвет кишечника. Отторгнутые клетки отличаются от клеток, оставшихся на базальной мембране, менее интенсивной окраской, плотностью и зернистостью цитоплазмы. В некоторых клетках происходит разрыв клеточной мембраны и содержимое апикальной вакуоли выходит в просвет кишечника (рис. 2, *2, 3*).

Между основаниями секреторных и пищеварительных клеток лежат небольшие резервные, или недифференцированные, плоские клетки. Цитоплазма их плотная, слабо вакуолизирована мелкими вакуолями, окрашена. Ядра с ядрышками овальные, вздутые, небольших размеров, расположены в центральной части клетки.

С поступлением первых порций пищи в кишечник наблюдается уменьшение количества секреторных и увеличение количества пищеварительных клеток. Количество резервных клеток не изменяется. На первых этапах пищеварительного процесса наблюдается отторжение апикальных и центральных частей пищеварительных клеток в просвет кишечника, т. е. макроапокриновый способ выделения секрета. Это значительно ускоряет поступление секрета и смешивание его с пищей. В целом пищеварительные клетки эпителия на этом этапе пищеварения имеют колбовидную, реже цилиндрическую и даже плоскую форму (рис. 3). Цитоплазма их (по сравнению с голодными клещами) неплотная, слабо вакуолизирована, малозернистая, слабо окрашена. Вакуоли колбовидных, цилиндрических и плоских пищеварительных клеток заполнены различными по величине гранулами, которые появляются сразу после принятия пищи в апикальных и центральных частях клеток (рис. 3, *2—7, 9*). В базальных частях встречаются только единичные гранулы (рис. 3, *5*). В некоторых клетках гранулы многочисленны и заполняют всю периферическую часть клетки (рис. 3, *4, 5, 9*). Гранулы интенсивно окрашиваются БФС в синий, изредка с фиолетовым оттенком, и голубой цвета, амидочерным 10 В в голубой цвет, что характерно для белковых веществ. Реактив Шиффа окрашивает гранулы в интенсивно-фиолетово-вишневый и темно-красный с различными оттенками пурпурного и ярко-красного цвета, характерные для полисахаридов. При обработке диастазой гранулы не исчезают. Все это указывает на гликопротеиновую природу гранул. Кроме того, в пищеварительных клетках выявлены липидные включения, которые интенсивно окрашиваются суданом черным в черно-серый, сероватый и изредка в черный цвета (рис. 3, *9*).

Интенсивность окраски описанных выше гранул зависит от их плотности. Гранулы неоднородны, имеют гладкую или шероховатую поверхности.

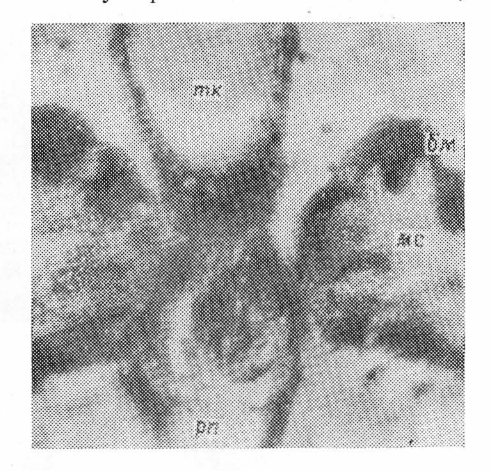
Гранулы с гладкой поверхностью окрашиваются указанными методами в более яркие цвета, чем гранулы с шероховатой. В последних, вероятно, идет распад их содержимого с образованием кристаллов, которые в поляризованном свете обладают оптической активностью.

Просвет кишечника у сытых клещей заполнен пищей, отторгнутыми фрагментами клеток и содержимым их вакуолей, в том числе гранулами разного диаметра.

В опистосоме средняя кишка постепенно сужается и переходит в ампулообразную тонкую кишку (рис. 1, *4*). Эпителиальные клетки средней кишки уменьшаются в размерах и при переходе ее в тонкую кишку становятся плоскими (рис. 4). Цитоплазма их плотная, с мелкими ва-

куолями, равномерно окрашена. Ядра с ядрышками небольшие, овальные, уплощенные, расположены в центральной части клетки. Просвет тонкой кишки заполнен слизистым содержимым. Тонкая кишка в свою очередь сужается и переходит в ректальный пузырь (рис. 1, *4*).

Ректальный пузырь расположен в нижней части опистосомы и имеет эллипсовидную форму (рис. 1, *4*). Стенки пузыря выстланы плоскими, мелкими эпителиальными клетками. В начале ректального пузыря наблюдается скопление плоских клеток, размеры которых по направлению к пигидиальной части уменьшаются. Затем клетки вообще исчезают, и стенку пузыря образует ба-



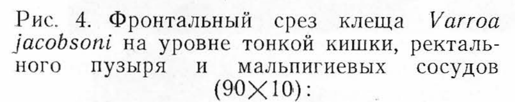


Рис. 4. Фронтальный срез клеща *Varroa jacobsoni* на уровне тонкой кишки, ректального пузыря и мальпигиевых сосудов (90×10):

бм — базальная мембрана; мс — мальпигиевы сосуды; рп — ректальный пузырь; тк — тонкая кишка.

зальная мембрана (рис. 4). Цитоплазма клеток плотная, с мелкими вакуолями, равномерно окрашена. Ядра с ядрышками маленькие, овальные, вздутые, ацентричные, окрашены. Апикальные части клеток несут микроворсинки. В ректальном пузыре, вероятно, происходит частичное всасывание продуктов распада и накопление экскретов, поступающих из кишечника и мальпигиевых сосудов. Стенки ректального пузыря снаружи оплетены сетью мышечных волокон. На границе перехода тонкой кишки в ректальный пузырь справа и слева впадают два мальпигиевых сосуда (рис. 1, *4*). Ректальный пузырь постепенно переходит в короткую рудиментарную прямую кишку, завершаясь анусом.

Мальпигиевы сосуды расположены в полости тела свободно и берут начало на границе впадения тонкой кишки в ректальный пузырь (рис. 1, *4*). От него сосуды идут латерально, затем опускаются к вентральной стороне тела клеща, резко поворачивают к центральной части идиосомы и доходят до третьей пары кокс, где заканчиваются слепо (рис. 1). У живых клещей хорошо видны перистальтические движения мальпигиевых сосудов, стенки которых снаружи оплетены тонкими мышечными волокнами. Лежащие на базальной мембране пирамидальные клетки мальпигиевых сосудов могут быть плоскими, цилиндрическими или колбовидными (рис. 5).

Плоские пирамидальные клетки небольшие, слегка вздутые, с четко выраженными границами, апикально несут микроворсинки. Цитоплазма их плотная, с мелкими вакуолями, равномерно окрашена. Ядра с ядрышками овальные, ацентричные, окрашенные (рис. 5, *2*).

Цилиндрические клетки гораздо крупнее, вздутые, с расширенными апикальными поверхностями и четко выраженными границами. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизирована в апикальных частях клетки крупными, а в центральных и базальных частях мелкими вакуолями с равномерной окраской. Ядра с ядрышками крупные, вздутые, овальные, изредка округлые, смещены к базальной части клетки, окрашенные (рис. 5, *1, 2*).

Еще больше, по сравнению с плоскими и цилиндрическими клетками мальпигиевых сосудов, колбовидные клетки, с пузыревидно расширенными апикальными частями. Цитоплазма их плотная, зернистая, с вакуолями различного диаметра, окрашена. У некоторых колбовидных клеток наблюдается отторжение апикальных и даже центральных фраг-

ментов в просвет мальпигиевых сосудов (рис. 5, *3, 4*), который запо.
кристаллами гуанина (рис. 5, *1, 2*).

Обсуждение. Специализация клеща *V. jacobsoni* к паразитир
нию на пчеле и к питанию на протяжении всей жизни гемолимфой
чинки, куколки и имаго хозяина проявляется в морфо-функционалı

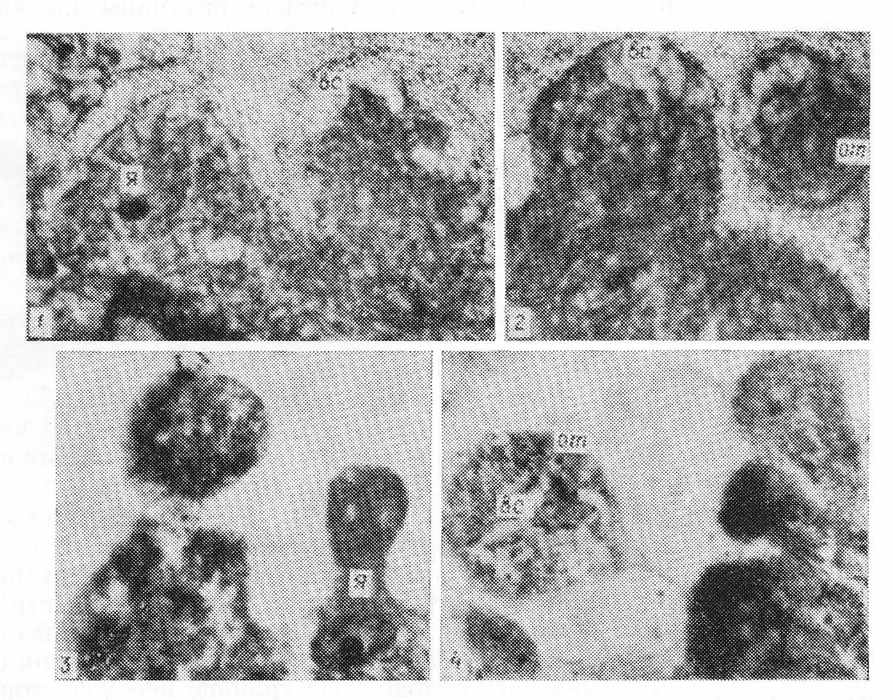


Рис. 5. Эпителиальные клетки мальпигиевых сосудов клеща *Varroa jacobsoni* (90
1, 2 — цилиндрические клетки эпителия; *3 4* — колбовидные эпителиальные клетки; вс — в
с секретом; от — отторгнутые эпителиальные клетки в просвет мальпигиевых сосудов; я -
с ядрышками.

перестройках скелетно-мышечной (Акимов, Ястребцов, 1983) и не
рых других систем органов, связанных прежде всего со значител
изменением формы тела паразита. В то же время пищеварительна
стема подвергалась незначительным адаптивным перестройкам, во
ком случае на функционально-гистологическом уровне. Действител
ни ротовой аппарат, ни отделы кишечника не несут черт специализ
которые значительно отличали бы клеща *V. jacobsoni* от свободнож
щих хищных клещей, например фитосейид (Акимов, Старовир, 1
Даже способ приема пищи, при котором гемолимфа пчелы смачи
внешнюю поверхность ротовых органов, сходен с таковым у свобо
живущих гамазид (Wernz, Krantz, 1976). Еще более разительное
ство наблюдается при сравнении строения отделов кишечника и
дуемого вида с другими изученными в этом отношении гамазовыми
щами. Особенности отделов кишечника, наличие трех типов клет
составе эпителия средней кишки, гистология тонкой кишки и рект
ного пузыря у *V. jacobsoni* принципиально не отличаются от этих ст
тур у хищных гамазовых клещей (Акимов, Старовир, 1978). Неболı
различия касаются прежде всего наличия констрикторов пище
(у *V. jacobsoni* они пока не обнаружены, но вполне вероятны) и
выраженной колбовидности пищеварительных клеток, осуществляю
наряду с другими функцию макроапокринового способа секреции.
тенсивный у питающихся особей и характерный для многих хелицер
макроапокриновый способ секреции был, по-видимому, принят за
логическую картину дисквамации клеток в ответ на воздействие ак
цида-варроатина (Смирнова и др., 1978). По форме своих пище

тельных клеток клещ *V. jacobsoni* несколько напоминает акароидных клещей, для которых характерна твердая, а не жидкая пища (Акимов, 1975).

Более интересные черты проявляются в строении выделительной системы и прежде всего мальпигиевых сосудов, анатомически и функционально тесно связанных с кишечником. Пирамидальные клетки в мальпигиевых сосудах удивительно напоминают три типа клеток эпителия средней кишки — резервные, секреторные и пищеварительные. Служит ли такое сходство показателем интенсификации выделительной функции клеток мальпигиевых сосудов в ответ на повышенное содержание аминокислот в гемолимфе пчелы (Шовен, 1953) или же в этом случае наблюдается расширение функций клеток мальпигиевых сосудов, которые начинают принимать участие в переваривании жидкого содержимого кишечника и мальпигиевых сосудов, пока не ясно. Можно лишь отметить, что дифференциация клеток мальпигиевых сосудов связана с образом жизни и прежде всего с питанием и некоторыми сторонами метаболизма клеща *V. jacobsoni*. Что касается собственно пищеварительной системы (кишечника и ротового аппарата), то реализация одного из общепризнанных направлений специализации свободноживущих хищных гамазовых клещей — переход их к паразитизму — не сопровождался в случае с предками *V. jacobsoni* переходом к необычной по способу добывания или по механическому и структурному составу пищи. Этим и следует объяснять отсутствие специфических черт в строении пищеварительной системы клеща *V. jacobsoni*.

SUMMARY. Description of morphology, topography and histological peculiarities of digestive system and Malpighian tubules in a parasitic mite, *Varroa jacobsoni*. Functional morphology changes in the midgut intestine epithelium and Malpighian tubules epithelium during mite female repletion and starvation are shown. Morpho-functional types of the intestine and Malpighian tubules cells are designated. It is established that parasitic specialization in *Varroa* is not connected with considerable morpho-functional changes in digestive system as compared to predaceous mites.

Акимов И. А. Строение пищеварительной системы корневого клеща Rhizoglyphus echinopus (Fumouze et Robin) (Acariformes, Acaroidea).— Вестн. зоологии, 1975, № 3, с. 66—72.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Мышечная система клеща Varroa jacobsoni (Oudemans, 1904) (Parasitiformes, Varroidae) — паразита медоносной пчелы. I. Мышцы гнатосомы.— Вестн. зоологии, 1983, № 2, с. 68—72.

Акимов И. А., Старовир И. С. Морфо-функциональные адаптации пищеварительной системы трех видов клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Докл. АН УССР, 1978, 7, с. 638—641.

Кононский А. А. Гистохимия.— Киев : Высшая школа, 1976.— 275 с.

Ланге А. Б., Нацкий К. В., Таций В. М. Клещ варроа и разработка средств борьбы с ним.— Пчеловодство, 1976, № 3, с. 16—20.

Роскин Г. И., Левенсон Л. В. Микроскопическая техника.— М. : Сов. наука, 1957.— 468 с.

Садов А. В. Анатомия самок клеща варроа.— Пчеловодство, 1978, № 7, с. 24—25.

Смирнова О. И., Махно П. М., Синицкий М. А., Смирнов А. М., Кудрявцев Е. А. Механизм действия варроатина на клеща варроа.— Пчеловодство, 1978, № 2, с. 8—11.

Шовен Р. Физиология насекомых.— М. : Изд-во Иностр. лит., 1953.— 494 с.

Wernz J. G., Krantz G. W. Studies on the function of the tritosternum in selected Gamasida (Acari).— Canad. Journ. Zool., 1976, **54**, N 2, p. 202—213.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Поступила в редакцию
15.X 1981 г.